Vestnik zoologii 31 (5-6): 57–70, 1997

УДК 595.733:591.467.3

СКЕЛЕТНО-МЫШЕЧНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЯЙЦЕКЛАДА ЭНДОФИТНОГО ТИПА У СТРЕКОЗ (ODONATA)

Н. А. Матушкина[1], С. Н. Горб[2]

[1] *Национальный университет им. Тараса Шевченко, ул. Владимирская, 64, 252033, Киев, Украина*
[2] *Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина*

Получено 1 июля 1997

Скелетно-м'язова організація яйцеклада ендофітного типа у бабок (Odonata). Матушкіна Н. О., Горб С. М. — Досліджено представників підрядів Zygoptera (*Calopteryx splendens* (Calopterygidae), *Lestes barbarus* (Lestidae), *Enallagma cyathigerum* (Coenagrionidae і Anisoptera (*Aeshna mixta* (Aeshnidae). Виявлено значну подібність скелетно-м'язової організації повного яйцеклада у представників чотирьох досліджених родин. Найбільш повно м'язовий комплекс яйцеклада представлений у підряді Zygoptera (вісім м'язів). Порівняно з даними літератури для рівнокрилих додатково наведено п'ять м'язів M1, M3, M4, M7, M8. Два м'язи (M3, M7) вперше вказано для всіх досліджених видів. Парний м'яз M8, що рухає середні стулки вперед відносно передніх, кріпиться до невеликого склерита, який раніше не був описаний в літературі. Наведено загальний план будови повного яйцеклада і вказано відмінності в його морфології на рівні родин. Порівняння отриманих результатів з даними літератури по інших таксонах ряду Odonata дозволило виявити шляхи редукції окремих частин яйцеклада. Таблиця модальностей деяких морфологічних ознак яйцеклада може бути використана як матеріал для філогенетичних побудов.
Ключові слова: морфологія, гонапофізи, бабки, яйцеклад.

Skeleton-muscle Organisation of the Endophytic Ovipositor in Odonata. Matushkina N. A., Gorb S. N. — Three species of Zygoptera (*Calopteryx splendens* (Calopterygidae), *Lestes barbarus* (Lestidae), *Enallagma cyathigerum* (Coenagrionidae)) and one species of Anisoptera (*Aeshna mixta* (Aeshnidae)) were studied. The comparative study was aimed to understand the general design of the "complete" endophytic ovipositor in Odonata and reveal differences between species from different families. In Zygoptera, the ovipositor has the most complete muscle system (8 muscles). The five muscles (M1, M3, M4, M7, M8) were added, if compare with literature data. The two of them (M3, M7) were indicated for the first time for all the species studied. In *L. barbarus*, the M7 is shifted in the distal direction. The *insertio* of the M8, moving the medial valves in the anterior direction, is small inner sclerite, which has been not previously described. Using the literature data and our results, possible paths of the reduction of ovipositor muscles within Odonata were discussed. The table of ovipositor characters may be used for phylogenetic analysis.
Key words: morphology, gonapophyses, Odonata, ovipositor.

Введение. Яйцеклад насекомых служит для откладки яиц в различные типы субстратов. Он сформировался из женских гонапофизов, форма, степень развития и сочленения которых связаны со способом откладки яиц в тот или иной субстрат или с выполнением яйцекладом ряда специфических функций, таких как защита и нападение у жалоносных перепончатокрылых (Radovic, 1985; Ogawa *et al.*, 1995) или рытье у некоторых прямокрылых (Thompson, 1986a; b). У насекомых различают два типа яйцеклада: настоящий и телескопический. Настоящий состоит из придатков VIII и IX

брюшных сегментов. Он характерен для трипсов (Bode, 1975), многих полужесткокрылых (Weber, 1930), прямокрылых, рафидий, большинства стрекоз, перепончатокрылых (Шванвич, 1949), некоторых жуков (Howden, 1992). Телескопический яйцеклад образован суженными концевыми сегментами брюшка. Он характерен для многих мух и жуков-усачей (Шванвич, 1949). В литературе находим описание структуры и работы яйцеклада у представителей некоторых групп насекомых (Snodgrass, 1935; Oeser, 1961 и др.). Настоящий яйцеклад стрекоз, одной из наиболее древних групп крылатых насекомых, изучен недостаточно. Наиболее подробно изучены виды, для которых характерна частичная редукция некоторых структур яйцеклада (Petaluridae, Cordulegasteridae) (Pfau, 1985; 1991).

Стрекозы, обладающие нередуцированным (полным) яйцекладом, как правило, откладывают яйца в различный растительный материал (мох, ткани водных растений, отмершие части растений) (Schorr, 1990), разрезая субстрат створками яйцеклада. Этот способ яйцекладки принято называть эндофитным в противоположность экзофитному, который наблюдается у видов стрекоз с неполным яйцекладом (Calvert, 1904; Fraser, 1952; Gardnen, 1953). В отдельный тип обычно выделяют эндогейный способ (endogaeische Eiablage), характерный для представителей рода *Cordulegaster* (Anisoptera, Cordulegasteridae). Такая яйцекладка происходит обычно в парящем полете в ил, песок или мелкий гравий на мелководье (Quentin, 1962; Schorr, 1990).

Одни из первых описаний морфологии и развития женских гонапофизов стрекоз были проведены Ван дер Вилем (van der Weel, 1906). Позже Тиллиард (Tillyard, 1917) систематизировал информацию о яйцекладе стрекоз, а Квентин (Quentin, 1962) предложил классификацию типов яйцекладов стрекоз по степени развития отдельных структур яйцеклада и по наличию внешних опорных структур, используемых при откладке яиц для закрепления яйцеклада на субстрате. В работах Пфау (Pfau, 1985; 1991) представлена достаточно подробная реконструкция яйцеклада крупных представителей Anisoptera. Однако предыдущими авторами не проводилось детальное изучение скелетно-мышечной организации полного яйцеклада, эволюционно более древнего и характерного для представителей подотряда Zygoptera.

В настоящей работе представлены реконструкции скелетно-мышечной системы эндофитного яйцеклада у трех представителей подотряда Zygoptera (*Calopteryx splendens* Harr. (Calopterygidae), *Lestes barbarus* Fabr. (Lestidae), *Enallagma cyathigerum* Charp. (Coenagrionidae) и одного представителя подотряда Anisoptera (*Aeshna mixta* Latr. (Aeshnidae). Сравнительное исследование позволило понять общий план строения полного яйцеклада и проанализировать различия в его морфологии на уровне семейств. Сравнение наших результатов с данными предыдущих авторов по другим таксонам отряда Odonata позволило нам выявить пути редукции отдельных составных частей яйцеклада. Кроме того, полученная таблица модальностей некоторых морфологических признаков яйцеклада может быть использована в качестве материала для филогенетических построений.

Материал и методы. Самки стрекоз *Calopteryx splendens* (15 экз.), *Lestes barbarus* (15 экз.), *Enallagma cyathigerum* (25 экз.), *Aeshna mixta* (10 экз.) были собраны в окрестностях Киева. Материал фиксировали в спиртовом Буэне в течение 3–5 сут и затем хранили в 70°-ном спирте. Предварительный просмотр и изучение внешней морфологии проводили с помощью бинокуляра МБС-9. Тотальные препараты скелета яйцеклада были приготовлены после вскрытия терминальных сегментов брюшка в горизонтальной или сагиттальной плоскостях, вываривания в 10%-ном растворе KOH и обезвоживания в ряду спиртов и ацетона. Препараты заключали в среду Depex (Serva), канадский бальзам или глицерин и изучали под бинокуляром. Для реконструкции мышечной системы терминальные членики брюшка вскрывали в горизонтальной или сагиттальной плоскостях, впаивали в смесь воска и парафина и заливали дистиллированной водой, мышцы очищали от других тканей и зарисовывали послойно, используя бинокулярную сетку. Реконструкции мышечной системы были подготовлены на основании серий рисунков.

Условные сокращения: *Lam*, основная яйцекладная пластинка; *V1*, передняя створка; *V2*, средняя створка; *V3*, латеральная створка; *St*, стилюс; *Scl*, внутренний склерит; *ApV3*, апофиз латеральной створки; *a*, медиальный отросток основной яйцекладной пластинки; *b*, латеральный отросток основной яйцекладной пластинки; *c*, передний отросток проксимального края IX сегмента брюшка; *M1–M8*, мышцы яйцеклада; *VIII–X*, сегменты брюшка.

Abbreviations: *Lam*, basal plate of the ovipositor; *V1*, anterior valvula; *V2*, medial valvula; *V3*, laeral valvula; *St*, stylus; *Scl*, inner sclerite; *ApV3*, apophysis of the lateral valvula; *a*, medial processus of the basal plate of the ovipositor; *b*, lateral processus of the basal plate of the ovipositor; *c*, anterior processus of the proximal margin of the IXth abdominal segment; *M1–M8*, ovipositor muscles; *VIII–X*, abdominal segments.

Результаты. ***Calopteryx splendens*** (рис. 1–3). Скелет яйцеклада соответствует общему плану строения полного яйцеклада. Мышечная система включает семь парных и одну непарную мышцу. Основная яйцекладная пластинка сильно вырезана по центру. От краев вырезки отходит парная мышца М1. К внешней поверхности отростков яйцекладной пластинки крепится парная мышца М2. Передняя и средняя створки представляют собой слегка изогнутые в сагиттальной плоскости придатки брюшных сегментов. Базальная часть средней створки утолщена. К ней крепится цельная мышца М6. Треугольный внутренний склерит небольшой по размеру. К нему крепится не дифференцированая на пучки парная мышца М8. Ее начало находится на боковой поверхности латеральной створки под апофизом. Нижний край латеральной створки покрыт мелкими, одинаковыми по размеру зубчиками. В нижней части палочковидного апофиза над внутренним склеритом крепится тонкая непарная мышца М7. Проксимальный край IX сегмента слегка утолщен. С обоих его сторон, под уплощенными участками, вперед отходит парная мышца М3. Начало мышцы М5 находится на боковой поверхности IX сегмента и на вентральном отростке его проксимального края. М4 и М5 — наиболее крупные недифференцированные пучки парные мышцы яйцеклада.

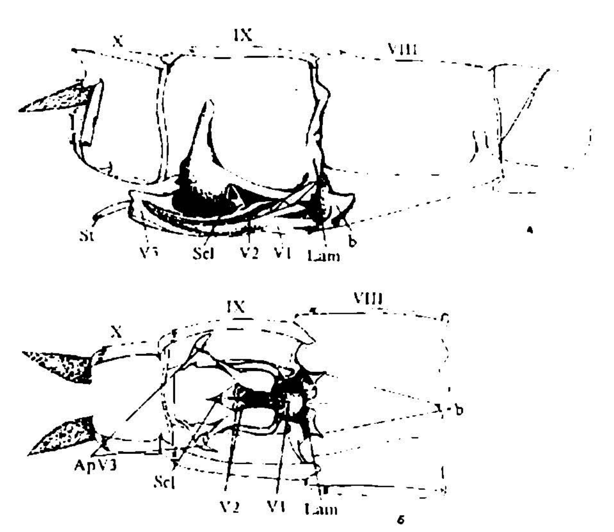


Рис. 1. *C. splendens*, скелет яйцеклада: *А* — вид сбоку; *Б* — вид сверху.

Fig. 1. *C. splendens*, skeleton of the ovipositor: *A* — lateral aspect; *Б* — dorsal aspect.

Lestes barbarus (рис. 4–6). Своеобразие яйцеклада лестид проявляется прежде всего в особенностях его скелетной организации. Основная яйцекладная пластинка вырезана в центре. От ее передней части отходит две пары отростков. К переднему краю медиальных отростков крепится парная мышца М1, а к задней поверхности латеральных - парная мышца М2. Передние и средние створки почти прямые. Основание средней створки значительно утолщено. Пар-

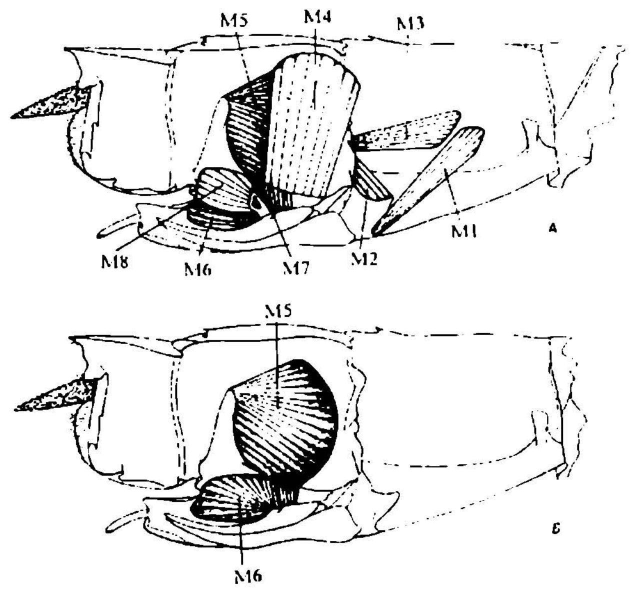


Рис. 2. *C. splendens*, мышцы яйцеклада (вид сбоку): *А* — внутренний слой; *Б* — внешний слой.

Fig. 2. *C. splendens*, muscle organization of the ovipositor (lateral aspect): *A* — medial layer; *Б* — lateral layer.

ная крупная мышца M6 состоит из двух пучков. Внутренний склерит удлиненно-треугольный. Парная мышца M8, начинающаяся на нижне-боковой и задней поверхностях латеральной створки, состоит из двух пучков. Вентральный край латеральной створки покрыт хорошо развитыми зубцами; под стилюсом находится большой зубец. К основанию палочковидного апофиза крепится большая мышца M4. M5 также достаточно крупная. Между правой и левой латеральными створками расположена непарная мышца M7. Место ее прикрепления находится в задней части створки под апофизом. Проксимальный край IX сегмента значительно утолщен и имеет уплощенный участок в верхне-боковой части. От средней части IX сегмента вперед отходит небольшой отросток, к которому крепится мышца M3.

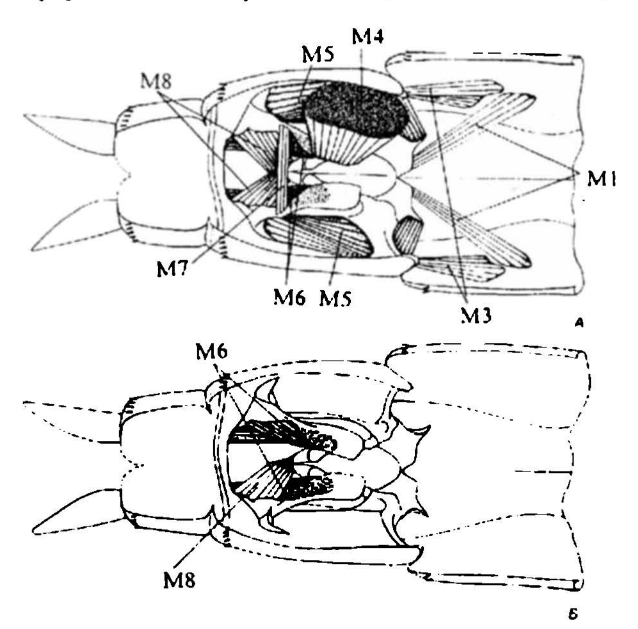


Рис. 3. *C. splendens*, мышцы яйцеклада (вид сверху): *А* — верхний слой; *Б* — нижний слой.

Fig. 3. *C. splendens*, muscle organization of the ovipositor (dorsal aspect): *A* — dorsal layer; *Б* — ventral layer.

Enallagma cyathigerum (рис. 7–9). Для яйцеклада представителей этого рода и других ишнурин характерно наличие кутикулярного шипа, который находится на дистальном крае VIII стернита и используется в качестве опоры при откладке яиц. Яйцеклад сохраняет общий план строения, характерный для представителей подотряда Zygoptera. Мышечная система включает семь парных и одну непарную мышцу. Основная яйцекладная пластинка слегка вогнута и вырезана в центре. От ее передней части отходит пара отростков, к задней поверхности которых крепится парная мышца M2. Между отростками основной яйцекладной пластинки крепится парная мышца M1. Передняя створка длинная, саблеобразная. Средняя створка почти

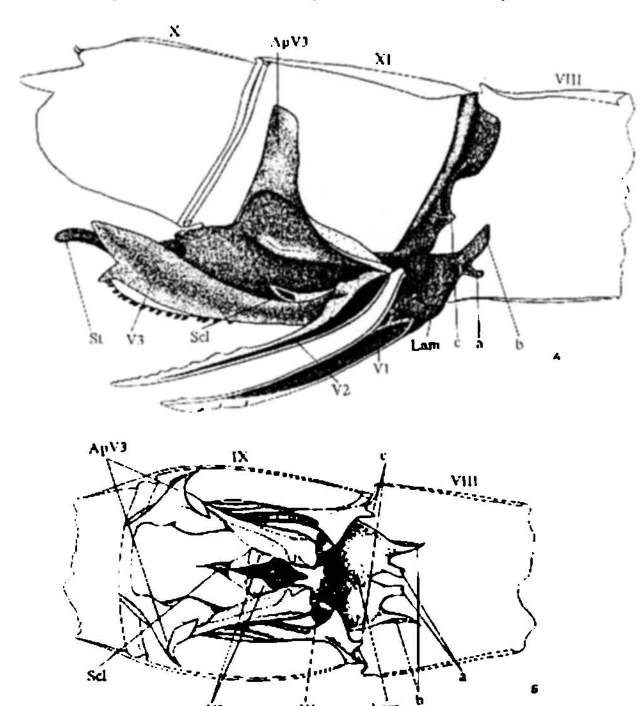


Рис. 4. *L. barbarus*, скелет яйцеклада: *А* — вид сбоку; *Б* — вид сверху.

Fig. 4. *L. barbarus*, skeleton of the ovipositor: *A* — lateral aspect; *Б* — dorsal aspect.

прямая, несколько тоньше латеральной, сильно утолщена базально. К базальной части крепится хорошо развитая парная мышца M6, состоящая из двух пучков. Внутренний склерит небольшой, треугольный. По бокам к нему крепится хорошо развитая мышца M8, начинающаяся на задне-боковой поверхности латеральной створки и состоящая из трех пучков. Нижняя поверхность латеральной створки покрыта мелкими, одинаковыми по размеру зубчиками. Передний конец основания палочковидного апофиза уплощен. К верхней поверхности этого участка крепится хорошо развитая парная мышца M4. Мышца M5 достаточно крупная. К основаниям апофизов правой и левой латеральных створок крепится очень тонкая непарная мышца M7. Проксимальный край IX сегмента имеет небольшой уплощенный участок в верхнебоковой части. От его средней части вперед отходит парная мышца M3.

Aeshna mixta (рис. 10–12). При откладке яиц самка опирается на утолщенный край X сегмента, покрытого многочисленными зубцами, которые характерны также и для других представителей родов *Aeshna* и *Anax*. Внутренний скелет яйцеклада напоминает таковой, описанный выше для некоторых представителей подотряда Zygoptera. Мышечная система состоит из шести парных и одной непарной мышцы. Основная яйцекладная пластинка слегка вогнута, и в передней части имеет два хорошо развитых отростка,

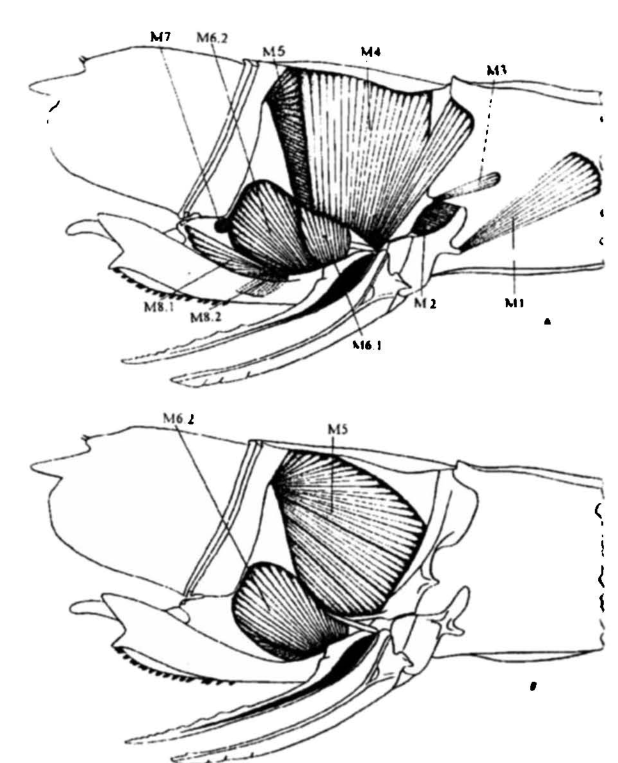
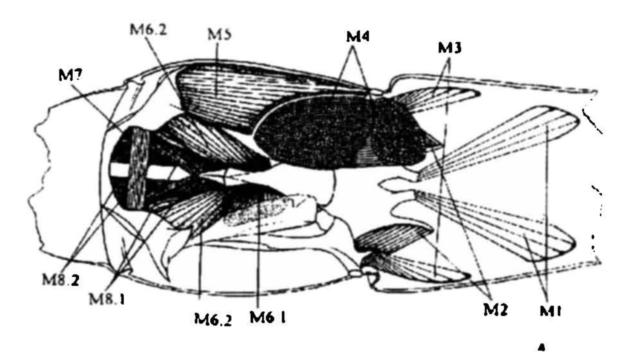


Рис. 5. *L. barbarus*, мышцы яйцеклада (вид сбоку): *А* — внутренний слой; *Б* — внешний слой.

Fig. 5. *L. barbarus*, muscle organization of the ovipositor (lateral aspect): *А* — medial layer; *Б* — lateral layer.



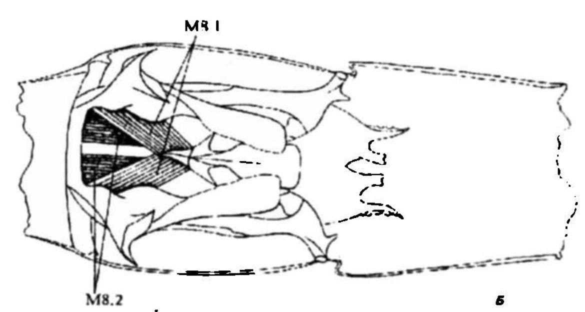


Рис. 6. *L. barbarus*, мышцы яйцеклада (вид сверху): *А* — верхний слой; *Б* — нижний слой.

Fig. 6. *L. barbarus*, muscle organization of the ovipositor (dorsal aspect): *А* — dorsal layer; *Б* — ventral layer.

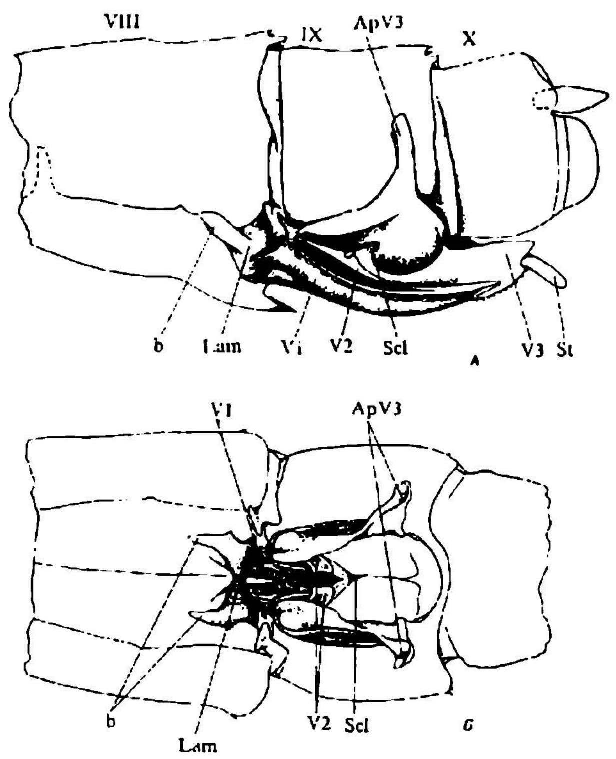
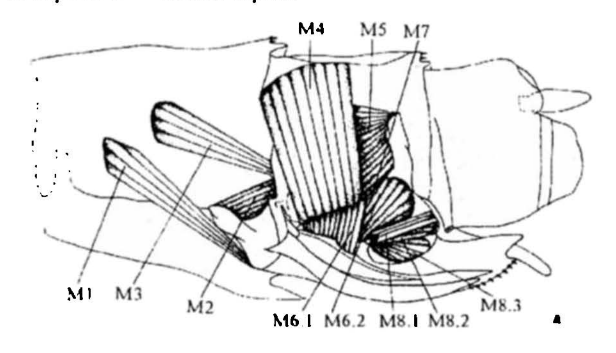


Рис. 7. E. cyathigerum, скелет яйцеклада: *А* — вид сбоку; *Б* — вид сверху.

Fig. 7. E. cyathigerum, skeleton of the ovipositor: *A* — lateral aspect; *Б* — dorsal aspect.



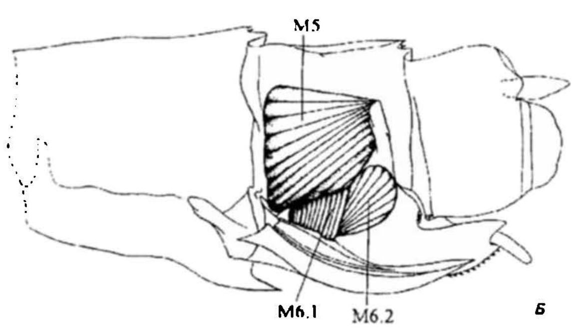


Рис. 8. *E. cyathigerum*, мышцы яйцеклада (вид сбоку): *А* — внутренний слой; *Б* — внешний слой.

Fig. 8. *E. cyathigerum*, muscle organization of the ovipositor (lateral aspect): *A* — medial layer; *Б* — lateral layer.

между которыми находятся два мембранозных участка кутикулы. К отросткам крепится парная мышца M2, а к мембранозным участкам — хорошо развитая парная мышца M1, которая начинается на проксимальном крае VIII сегмента. Передние и средние створки значительно утолщены. Большой ромбовидный внутренний склерит уплощен с боков. К нему крепится крупная цельная парная мышца M8, начинающаяся на внутренне-боковой поверхности латеральной створки под апофизом. В дорсальной части латеральной створки находится хорошо развитый треугольный апофиз. Мышца M5 состоит из двух пучков (M5.1, M5.2). Первый начинается на верхне-боковой поверхности стенки IX сегмента, а второй — на боковой поверхности проксимального края этого сегмента и на его вентральном отростке. Оба заканчиваются на дорсальной поверхности апофиза. Единственная непарная мышца M7 крепится к нижним участкам апофизов правой и левой латеральных створок. Сильно склеротизированный проксимальный край IX сегмента слегка уплощен в верхне-боковой части, а в средней имеет небольшие мембранозные участки, к которым крепится парная мышца M3.

Схема строения скелета полного яйцеклада. Скелет яйцеклада состоит из основной яйцекладной пластинки, передних, средних и латеральных створок. Передние и средние створки образуют ту часть яйцеклада, которая обычно назы-

вается собственно яйцекладом (*terebra* или *aculeus*). Важной особенностью полного яйцеклада является наличие так называемого опорного канта ("Stützkante" (Quentin, 1962) — утолщенного участка кутикулы яйцеклада, которая опирается на субстрат во время откладки яиц.

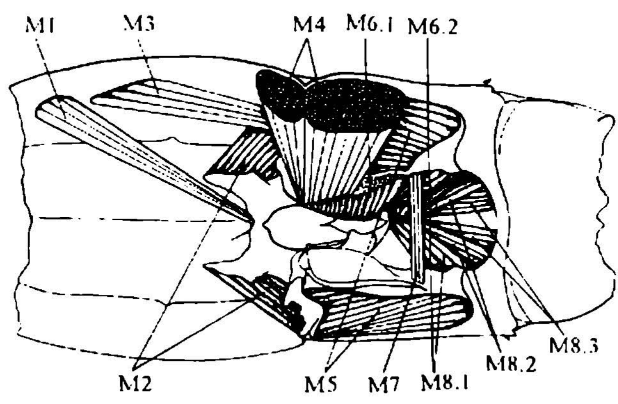
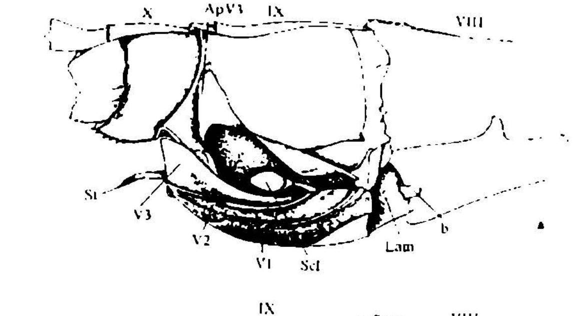


Рис. 9. *E. cyathigerum*, мышцы яйцеклада (вид сверху).

Fig. 9. *E. cyathigerum*, muscle organization of the ovipositor (dorsal aspect).

Основная яйцекладная пластинка непарная, слегка вогнутая, сочленена с правой и левой передними створками. Эти соединения представляют собой многоосные мыщелки. Кроме того, яйцекладная пластинка имеет два сочленения с проксимальным краем IX сегмента по типу одноосного мыщелка. Передний край пластинки часто вырезан. От передней части яйцекладной пластинки отходит пара хорошо развитых отростков (a). Между ними находятся два небольших мембранозных участка, на месте которых иногда находятся два небольших отростка (b).



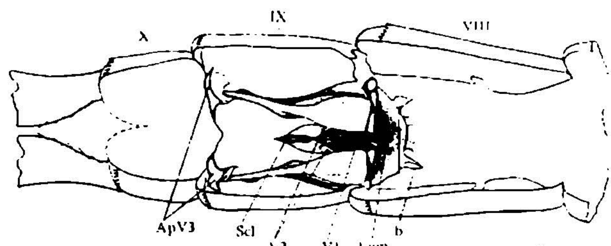


Рис. 10. *A. mixta*, скелет яйцеклада: *A* — вид сбоку; *Б* — вид сверху.

Fig. 10. *A. mixta*, skeleton of the ovipositor: *A* — lateral aspect; *Б* — dorsal aspect.

Передние (антериальные) отростки, или первые створки (V1) саблеобразной формы, изогнуты, с зазубренным краем возле острого дистального конца. Правая и левая створки вентрально срослись у основания. Каждый отросток сочленен с основной яйцекладной пластинкой, и таким образом вторично связан с IX сегментом. Внутренняя поверхность створок имеет достаточно сложную микроскульптуру (Gorb, 1994b; Lindeboom, 1996). Передние створки соединены со средними при помощи скользящего шва.

Средние (медиальные) отростки или вторые створки (V2) внешне похожи на передние. Их основания нередко утолщены, и к ним с помощью мембран крепится непарный внутренний склерит (Scl), который представляет собой кутикулярное образование, уплощенное с боков. Форма и размеры внутреннего склерита значительно варьируют у представителей разных семейств. Основание каждой средней створки имеет сочленение с проксимальным краем соответствующей передней створки.

Латеральные или третьи створки (V3) — широкие, длинные, листообразные, слегка выпуклые пластинки. В дорсальной части каждая створка перехо-

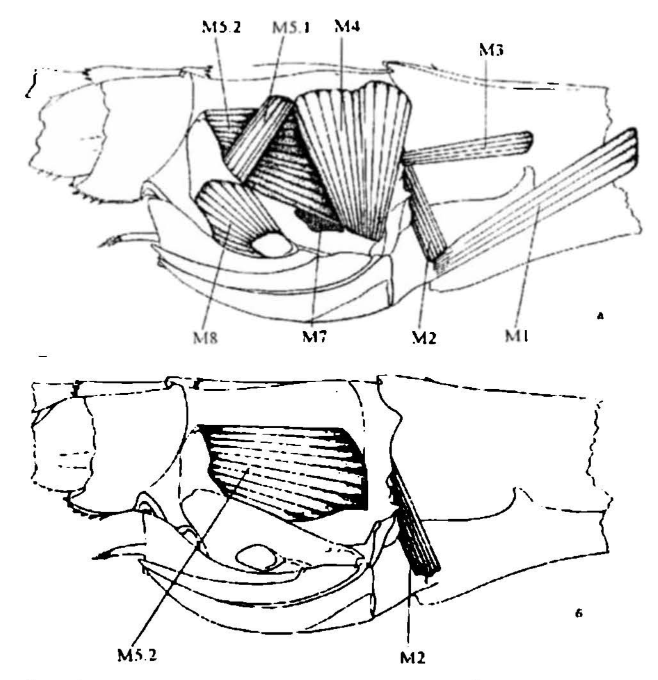


Рис. 11. *A. mixta*, мышцы яйцеклада (вид сбоку): *А* — внутренний слой; *Б* — внешний слой.

Fig. 11. *A. mixta*, muscle organization of the ovipositor (lateral aspect): *А* — medial layer; *Б* — lateral layer.

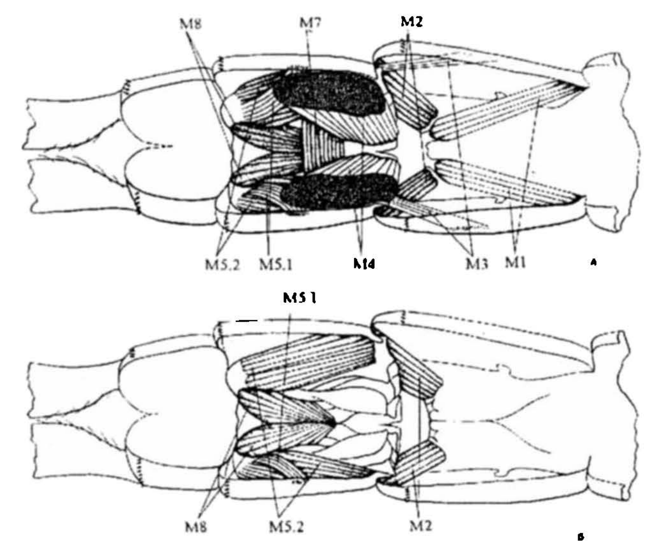


Рис. 12. *A. mixta*, мышцы яйцеклада (вид сверху): *А* — верхний слой; *Б* — нижний слой.

Fig. 12. *A. mixta*, muscle organization of the ovipositor (dorsal aspect): *А* — dorsal layer; *Б* — ventral layer.

дит в апофиз (ApV3) с ложкообразной верхушкой. Форма апофиза у разных таксонов варьирует от треугольного до палочковидного. Вентрально латеральная створка имеет два сочленения. Первое связывает медиальную и латеральную створки, второе находится на внешней поверхности дорсальной части латеральной створки под апофизом. Последнее подвижно соединяет створку с вентральным отростком проксимального края IX сегмента. Верхушка каждого латерального отростка несколько выступает за задний край IX сегмента. Вентродистальный угол латеральной створки несет палочковидный орган, называемый грифельком или стилюсом (St). Предположительно, стилюс служит сенсорным органом, т. к. в своей апикальной части несет трихоидные или колоколовидные сенсиллы. Вентральная кромка латеральной створки обычно также покрыта трихоидными сенсиллами и различной формы зубцами.

Проксимальный край IX сегмента сильно склеротизирован и служит местом прикрепления яйцекладных мышц. Он имеет два сочленения: (1) с передними створками через основную яйцекладную пластинку; (2) с латеральными створками через длинные вентральные отростки. В верхних боковых частях проксимальный край сегмента уплощен, а в его средне-боковых частях находятся мембранозные участки, на месте которых иногда формируются отростки (с), направленные в сторону VIII сегмента.

Схема мышечной организации полного яйцеклада. Сравнение номенклатуры мышц яйцеклада стрекоз по разным авторам приведено в таблице 1.

M1 (парная) начинается на боковой стенке VIII тергита и крепится к мемб-

ранозным участкам основной яйцекладной пластинки или к средним створкам. Ее сокращение смещает передние створки назад по отношению к средним.

М2 (парная) начинается на дистальном крае VIII сегмента и крепится на задне-боковых поверхностях латеральных отростков основной яйцекладной пластинки. При ее сокращении передние и средние створки выдвигаются из футляра, образованного латеральными створками.

М3 (парная) отходит от боковой стенки VIII тергита и крепится к средней части проксимального края IX сегмента или к переднему отростку. Эта мышца межсегментная и, предположительно, служит для осуществления движений IX сегмента относительно VIII сегмента брюшка.

М4 (парная) начинается на верхне-боковой поверхности стенки IX тергита и уплощенном участке проксимального края IX сегмента; крепится на верхней поверхности мембранозного участка апофиза латеральной створки.

М5 (парная) — большая мышца, начинающаяся на боковой поверхности проксимального края IX сегмента и его вентральном отростке. Крепится на передней поверхности апофиза латеральной створки и может состоять из двух пучков (М5.1, М5.2). При сокращении М5 средние створки двигаются вперед по отношению к передним.

М6 (парная) начинается на нижней поверхности мембранозного участка апофиза латеральной створки и боковой поверхности этой створки и крепится к основанию средней створки. Эта достаточно крупная мышца часто разделена на два пучка (М6.1, М6.2). Ее сокращением передние и средние створки вкладываются в футляр, образованный латеральными створками.

М7 (непарная) крепится в нижней части апофиза латеральных створок и связывает между собой правую и левую латеральные створки, которые при сокращении М7 приводятся друг к другу.

М8 (парная) начинается на боковой поверхности латеральной створки и крепится к внутреннему склериту. М8 может быть цельной (М8) или состоять из двух (М8.1, М8.2) или трех (М8.1, М8.2, М8.3) пучков.

Обсуждение. Несмотря на обилие информации по морфологии яйцеклада стрекоз (Wodsworth, 1902; Calvert, 1904; Drabble, 1905; Ris, 1905; Williamson, 1905; van der Weel, 1906; Berlese, 1909; Tilliard, 1917; Storch, 1924; Duncan, 1933; Asahina, 1954; Quentin, 1962; Pfau, 1985; 1991), данные литературы неполны и часто противоречивы. Разные авторы описывали разное количество мышц — от 2 (Quentin, 1962) до 10 (Pfau, 1985) (см. таблицу 1). Кроме того, различная номенклатура мышц, отсутствие точных скелетно-мышечных реконструкций приводят к путанице в понимании как устройства яйцеклада, так и его работы.

Принято считать, что полный яйцеклад представителей подотряда равнокрылых представляет собой исходный тип яйцеклада у стрекоз (Quentin, 1962). В результате проведенного нами исследования обнаружено по восемь мышц у *C. splendens*, *L. barbarus* и *E. cyathigerum* и семь мышц у *Aeshna mixta*. Основные отличия в мышечной системе яйцекладов исследованных таксонов обнаружены в наличии определенных мышц, степени их дифференциации на пучки и топографии их *origo* и *insertio*. Отличия в строении скелета проявляются в наличии отростков на основной яйцекладной пластинке и проксимальном крае IX сегмента, в форме апофиза латеральной створки, в форме и размерах внутреннего склерита. Сравнение оригинальных данных с данными литературы (табл. 1, 2), посвященной главным образом представителям Anisoptera, позволило заключить следующее:

Т а б л и ц а 1. Номенклатура мышц яйцеклада стрекоз по разным авторам

T a b l e 1. The nomenclature of odonate ovipositor muscles

origo	*insertio*	*Synlestes weyersi* (Tillyard, 1917)	*Epiophlebia superstes* (Asahina, 1954)	*Aeshna grandis* (Berlese, 1909)	*Anax junius* (Duncan, 1933)	*A. grandis, A. junius* (Quentin, 1962)	*A. imperator* (Pfau, 1985)	*Cordulegaster bidentatus* (Pfau, 1985)	*Petalura sp.* (Pfau, 1991)	эта работа
Боковая стенка VIII тергита	Средняя часть Lam	-	-	-	-	-	1	1	1	M1
Дистальный край VIII тергита	Латеральная часть Lam	+	-	*m. dorsoventralis septimus*	-	*m. abductor aculei*	3	-	3	M2
Боковая стенка VIII тергита	Средне-боковая часть проксимального края IX сегмента	-	-	-	-	-	-	-	-	M3
Проксимальный край и верхняя часть стенки IX сегмента	Верхняя поверхность апофиза латеральной створки	-	-	-	-	-	6	6	6	M4
Стенка IX сегмента	Апофиз латеральной створки	-	M "7"	*m. dorsalis nonus*	*m. tergosternalis*	-	7+8	-	7+8	M5
Боковая поверхность латеральной створки	Основание средней створки	+	-	-	*m. posterior longitudinalis sternalis ?m. intergonapophysalis ?*	*m. retractor aculei*	+?	-	-	M6
Правая латеральная створка	Левая латеральная створка	-	*m. transversalis sternalis ?*	-	-	-	+	-	-	M7
Боковая поверхность латеральной створки	Внутренний склерит	-	-	-	-	-	10	10	10	M8

П р и м е ч а н и е: – — данные о мышце отсутствуют: + — мышца приведена на рисунке. но не названа; ? — правильность гомологизации вызывает сомнения.

Таблица 2. Особенности скелетно–мышечной организации яйцеклада (приведены только признаки по которым найдены отличия у исследованных таксонов)

Table 2. Comparison of the ovipositor characters (only characters, which modalities are different in taxa studied, are given)

Признак		*Calopteryx splendens*	*Lestes barbarus*	*Enallagma cyathigerum*	*Aeshna mixta*
1. Скелет					
1.1. Наличие медиальных отростков на Lam		-	+	-	-
1.2. Наличие отростка на среднебоковой поверхности проксимального края IX сегмента		-	+	-	-
1.3. Относительные размеры Scl		+	+	+	-
1.4. Форма ApV3		+	+	+	-
2. Мышцы					
2.1. Наличие и степень развития мышцы, дифференциация на пучки	M5	+	+	+	±
	M6	+	±	±	-
	M7	+	+	+	±
	M8	+	=	±	-
2.2. Место крепления мышцы	M1	+	+	+	±
	M5	+	-	-	±
	M6	+	±	±	-
	M7	+	±	+	+
	M8	+	±	±	-
3. Вспомогательные опорные структуры					
3.1. Наличие зубцов на вентральном крае V3		±	+	±	-
3.2. Наличие утолщения дистального края X сегмента		±	-	-	+
3.3. Наличие шипа перед яйцекладом на стерните VIII сегмента		-	-	+	-

Примечания:

1.1.		+	отростки есть;
		-	отростков нет;
1.2.		+	отросток есть;
		-	отростка нет;
1.3.		+	длина склерита меньше или равна половине длины основания V2;
		-	длина склерита почти равна длине основания V2;
1.4.		+	ApV3 палочковидный при виде сбоку, его ширина от средней части до верхушки почти не изменяется;
		-	ApV3 треугольный при виде сбоку; его средняя часть значительно шире чем верхушка;
2.1.	M5:	+	м. не разделена на пучки;
		±	м. разделена на два пучка;
	M6:	+	м. не разделена на пучки;
		±	м. разделена на два пучка;
		-	м. отсутствует;
	M7:	+	м. тонкая;
		±	м. хорошо развита;
	M8:	+	м. средней толщины не разделена на пучки;
		±	м. разделена на три пучка;
		-	м. хорошо развита, не разделена на пучки;
		=	м. разделена на два пучка;
2.2.	M1:	+	origo мышцы - боковая поверхность VIII тергита;
		±	origo мышцы - проксимальний край VIII тергита;
	M5:	+	origo мышцы - верхнебоковая поверхность IX сегмента;
		±	origo пучка M5.1 - верхнебоковая поверхность IX сегмента, пучка M5.2 - проксимальний край IX сегмента;

		-	origo мышцы - верхнебоковая поверхность и проксимальный край IX сегмента;
	M6	+	origo мышцы - нижняя поверхность мембранозного участка ApV3 и боковая поверхность V3;
		±	origo пучка M6.1 - нижняя поверхность мембранозного участка ApV3, пучка M6.2 - боковая поверхность V3;
		-	м. отсутствует;
	M7	+	м. крепится к основаниям апофизов правой и левой латеральных створок над Scl,
		±	м. крепится к основаниям апофизов правой и левой латеральных створок дистально по отношению к Scl;
	M8:	+	origo мышцы - тонкая полоса основания ApV3 над началом M6;
		±	origo мышцы - переднебоковая и боковая поверхность V3;
		-	origo мышцы - основание ApV3 и боковая поверхность V3;
3.1.		+	присутствуют только большие зубцы;
		±	присутствуют только мелкие зубцы;
		-	зубцы отсутствуют;
3.2.		+	дистальный край X сегмента значительно утолщен и покрыт зубцами;
		±	на дистальном крае X сегмента есть небольшие утолщенные участки;
		-	утолщений нет.

1) Скелетно-мышечная организация полного яйцеклада обнаруживает значительное сходство у представителей четырех исследованных нами семейств из двух подотрядов. В отличие от большинства других разнокрылых, многие Aeshnidae сохранили эндофитный тип откладки яиц, а, следовательно, и полный (исходный) тип яйцеклада.

2) Наиболее полно мышечный комплекс яйцеклада представлен у исследованных представителей подотряда Zygoptera (восемь мышц). Таким образом, для представителей равнокрылых дополнительно приведены пять мышц M1, M3, M4, M7, M8 по сравнению с данными литературы (Tilliard, 1917; Quentin, 1962).

3) Для Anisoptera M3 не была ранее указана; M7 показана на рисунке, но не названа (Pfau, 1985); еще две мышцы, показанные на рисунке, нам не удалось гомологизировать (Pfau, 1985). *m. dorsoventralis septimus* (Berlese, 1909) и *m. abductor aculei* (Quentin, 1962) гомологизированы с M2; *m. dorsalis nonus* (Berlese, 1909) и *m. tergo-sternalis* (Duncan, 1933) с M5; *m. retractor aculei* (Quentin, 1962) с M6. Неоднозначности в описаниях *m. posterior longitudinalis sternalis, m. anterior longitudinalis sternalis, m. inter-gonapophysalis* (Duncan, 1933) и *m. transversalis sternalis* (Duncan, 1933; Asahina, 1954) вызывают сомнения в правильности их гомологизации с мышцами исследованных нами стрекоз.

4) Две мышцы (M3, M7) впервые приведены для всех исследованных видов. Непарная M7 смещена дистально у *L. barbarus* по сравнению с другими видами; у *A. mixta* она достигает значительных размеров.

5) Парная M8, двигающая средние створки вперед относительно передних, крепится к небольшому склериту, который у *A. mixta* может быть относительно бóльших размеров. Этот внутренний склерит не был описан ранее в литературе. Фурка, которая крепится к основанию створки жала медоносной пчелы (Snodgrass, 1935), несколько напоминает внутренний склерит. Обособленные внутренние склериты описаны также для арцеллярного органа у представителей отряда Coleoptera (Францевич, Шумакова, 1985).

Морфология яйцеклада и биология откладки яиц у стрекоз

Подотряд Zygoptera. Яйцеклад полностью соответствует схеме полного яйцеклада. Отличия наблюдаются лишь в наличии или отсутствии опорного канта. Большинство равнокрылых имеют опорный кант на нижней поверхности латеральных 67 створок (исключениями являются лишь виды родов *Nosolestes*, *Inpabasis* и *Enallagma vaginale*, у которых опорный кант отсутствует) (Quentin, 1962). У представителей Coenagrionidae и Calopterygidae он несет небольшие зубчики и многочислен-

ные трихоидные сенсиллы (Quentin, 1962). Откладка яиц у Calopterygidae осуществляется в ткани листьев и побегов водных растений (*Nuphar lutea, Ranunculus fluitans, Myosotis palustris*), т.е. в сравнительно мягкий субстрат (Schorr, 1990; Lindeboom, 1996). Представители семейства Coenagrionidae также откладывают яйца в мягкий растительный материал. Иногда это нитчатые водоросли, мох (*Sphagnum* sp., *Fontinalis* sp.), целые живые растения или плавающие части Nympheacea, *Hydrocharis* sp., *Potamogeton* sp., *Hydrocharis* sp., *Myriophyllum* sp., *Ceratophyllum* sp., *Ranunculus* sp., *Elodea* sp., *Scirpus* sp., *Polygonum* sp. и др. (Schorr, 1990).

У представителей семейства Lestidae количество зубцов на вентральном крае латеральных створок может быть разной, но чем меньше зубцов на опорном канте, тем они обычно крупнее. Виды Lestidae откладывают яйца в более твердый субстрат — ткани *Chara* sp., *Utricularia* sp., *Agropyron repens, Glyceria* sp., *Equisetum* sp., *Rubus* sp., *Rhynchospora* sp., *Scirpus* sp., *Typha* sp. (Schorr, 1990), и даже такой твердый субстрат как ветки *Alnus* sp., *Betula* sp., *Salix* sp., *Crataegus* sp. (Quentin, 1962).

Подотряд Anisozygoptera. Представители единственного рода *Epiophlebia* имеют полный яйцеклад с опорным кантом на вентральном крае X стернита. Опорний кант лишь немного утолщен и несет несколько коротких шипов (Quentin, 1962). Откладка яиц осуществляется в мягкие ткани травы, растущей вблизи воды, инода в мох *Dumortiera hirsuta*, как описано для *E. superstes* (Asahina, Sugimura, 1981).

Подотряд Anisoptera. Представители семейства Aeshnidae имеют полный яйцеклад с хорошо развитым опорным кантом в виде утолщенного вентрального края X стернита. У представителей Gynacanthini опорный кант преобразован в несколько длинных шипов. Некоторые другие Aeshnidae (*Indophlebia* и *Aeschnidium*) имеют яйцеклады без опорного канта (Quentin, 1962). Створки яйцеклада массивные и прочные; стилюс в дистальной части обычно несет группу трихоидных сенсилл (Tilliard, 1917). Выбор субстрата для яйцекладки значительно варьирует в пределах семейства. Обычно яйца откладываются в разнообразный растительный материал: водоросли, мох, листья и стебли отмерших водных растений (*Carex* sp., *Scirpus* sp., *Typha* sp., *Drepanocladus* sp., *Phragmites* sp. и др.) (Schorr, 1990). Некоторые виды, такие как *Aeshna affinis, A. caerulea, A. cyanea, A. juncea, A. subarctica* (Schorr, 1990), *Gynacantha* sp., *Polycanthagyna erythromelas* (Quentin, 1962), используют в качестве субстрата мягкую влажную почву.

Представители семейства Petaluridae характеризуются яйцекладом без опорного канта и некоторой редукцией мышц яйцеклада (Pfau, 1985). Яйца откладываются в мох, опавшие листья, в щели между корнями и частичками почвы, иногда на поверхность почвы (Quentin, 1962).

Для некоторых таксонов стрекоз характерен неполный яйцеклад, в котором некоторые его структуры в различной степени редуцированы. Некоторые скелетные части яйцеклада и мышцы, их обслуживающие, были утрачены вледствие приспособления к откладке яиц в другие типы субстратов. Различают два типа неполных яйцекладов (Quentin, 1962): (1) яйцеклад с двумя парами гонапофизов и (2) яйцеклад в виде двухраздельной пластинки. Первый характерен для представителей семейств Neopetaliidae, Cordulegasteridae и для некоторых Corduliidae. Яйцеклад у Neopetaliidae *(Petalia punctata)* состоит из развитых передних створок и пары сильно укороченных средних створок. На стенке IX стернита находятся рудименты латеральных створок. Яйца откладываются в воду (Quentin, 1962). Яйцеклад Cordulegasteridae *(Cordulegaster* spp.*)* имеет большие и крепкие передние створки, превосходящие по длине последние членики брюшка (Wodsworth, 1902; Calvert,

1904; Drabble, 1905; Ris, 1905; Pfau, 1985). Внутренняя поверхность этих створок имеет продольную борозду, в которой лежат тонкие средние створки. Латеральные створки рудиментарные, преобразованные в небольшую пластинку, покрытую волосками. Мышечная система редуцирована до трех пар яйцекладных мышц.

Некоторые Corduliidae (*Gomphomacromia, Synthemis*) имеют яйцеклад с двумя парами гонапофизов и откладывают яйца экзофитно (Quentin, 1962). Экзофитная откладка яиц характерна также для Gomphidae, Libellulidae и некоторых Corduliidae, у которых яйцеклад состоит из парной или непарной двухраздельной генитальной пластинки (*vulvar lamina*). По мнению некоторых авторов она гомологична средним створкам (van der Weel, 1909; Asahina, 1954).

Благодарности. Авторы выражают искреннюю признательность Д. Б. Царичковой и Л. И. Францевичу за критический просмотр ранней версии рукописи и высказанные замечания.

Францевич Л. И., Шумакова И. Д. Арциллярный хордотональный орган у жуков (Coleoptera) // Докл. АН СССР. 1985. — **282**. — № 2. — С. 469–473.

Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии. — М., Л.: Сов. наука, 1949. — 900 с.

Asahina, S. A morphological study of a relic dragonfly *Epiophlebia superstes* Selys (Odonata, Anisozygoptera) // Japan Soc. Promot. Sci. Tokyo. — 1954. — P. 1–153.

Asahina S., Sugimura M. Oviposition of *Epiophlebia superstes* into bryophytes // Tombo.- 1981. — **24**. — P. 22–23.

Berlese A. Gli Insetti. — Milano, 1909. — Vol. I. — 1004 p.

Bode W. Der Ovipositor und die weibchen Geschlechtswege der Thripiden (Thysanoptera, Terebrantia) // Z. Morphol. Tiere. — 1975.- **81**.- S. 1-53.

Calvert P. P. Oviposition in *Cordulegaster*. Entomol. News. — 1904. — **15**. — P. 316–317.

Drabble E. Method of Oviposition by *Cordulegaster annulatus* // Entomologist. — 1905.- **38**. — P. 310.

Duncan P. M. The muscles and nerves of the ovipositor of *Anax junius* (Odonata) // Trans. Amer. Entomol. Soc. — 1933. — **59**. — P. 145–157.

Fraser F. C. Methods of exophytic oviposition in Odonata // Entomol. Monthly Mag. — 1952. — **88**. — P. 261–262.

Gardnen A. E. Further notes on exophytic oviposition in Odonata // Entomol. Monthly Mag. — 1953. — **89**. — P. 98–99.

Gorb S. N. Damselfly ovipositor leaves: microsculpture of surfaces moving eggs and neuroanatomy of central projections of sensilla // Abstr. Pap. 1st Odonatol. Symp. Alps-Adriatic reg. Comm. Maribor, Slovenia, 3-7 July 1994. — 1994a. — P. 20.

Gorb S.N. Central projections of ovipositor sense organs in the damselfly *Sympecma annulata* (Zygoptera, Lestidae) // J. Morph. — 1994b. — **220**. —№ 2. — P. 139–147.

Howden A. T. Oviposition behaviuor and associated morphology of the neotropical Anthribid *Ptychoderes rudicollis* Jordan (Coleoptera, Anthribidae) // The Coleopterists Bulletin. — 1992. — **46**. — № 1. — P. 20–27.

Lindeboom M. Fortpflanzungsbiologie der Gebünderten Prachtlibelle *Calopteryx splendens* (Calopterygidae, Odonata): Diss. zur Einlangugn der Dokt. (rde. — Freiburg, 1996. — 172 s.

Oeser R. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über den Ovipositor der Hymenopteren // Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1961. — **37**. — № 1. — S. 1–120.

Ogawa H., Kawakami Z., Yamaguchi T. Motor pattern of the stinging response in the honeybee *Apis mellifera* // J. Exp. Biol. — 1995. — **189**. — P. 39–47.

Pfau H.K. Die eigentümliche Eiablage der *Cordulegaser*-Weibchen // Natur und Museum. — 1985. — **5**. — S. 77–86.

Pfau H.K. Contributions of functional morphology to the phylogenetic systematics of Odonata // Adv. Odonatol. — 1991. — **5**. — P. 109–141.

Quentin St. D. Der Eilegeapparat der Odonaten // Z. Morph. Ekol. Tiere. — 1962. — **51**. — S. 165–189.

Radovic I. T. Morphology and adaptive value of the sting apparatus of digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) // Acta Entomol. Jugosl. — 1985. — **21**. — № 1 —2. — P. 61–74.

Ris F. Oviposition in *Cordulegaster* // Entomol. News. — 1905. — **16**. — P. 113–115.

Schorr M. Grundlagen zu einem Artenhilfsprogramm Libellen der Bundesrepublik Deutschland. —Bilthoven: Ursus, 1990. — 512 s.

Snodgrass R. E. Principles of insect morphology. — New York, London: McGraw-Hill, 1935. — 667 p.

Storch O. Libellenstudien // I. S. B. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. I. — 1924. — **133**. — S. 57–85.

Thompson K. J. Oviposition digging in the grasshopper 1. Functional anatomy and the motor programme // J. Exp. Biol. — 1986a. — **122**. — P. 387–411.

Thompson K. J. Oviposition digging in the grasshopper 2. Descending neural control // J. Exp. Biol. — 1986b. — **122**. — P. 412–425.

Tillyard R. J. The biology of dragonflies. — Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1917. — 396 p.

Weber H. Biologie der Hemipteren. — Berlin: Springer, 1930. — 544 s.

Weel H. W. van der Morphologie und Entwicklung der Gonapophysen der Odonaten // Tijdschr. Entomol. — 1906. — **49**. — P. 99–198.

Williamson E. B. Oviposition of *Tetragoneura* (Odonata) // Entomol. News. — 1905. — **16**. — P. 255–257.

Wodsworth M. Oviposition by *Cordulegaster* // Entomol. News, 1902. — **13**. — P. 246–247.